BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

277

N° 400 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.

ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.

BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 400, septembre-octobre 1976, Zoologie 277

Mise en évidence de stades larvaires planctoniques chez des Gastéropodes Prosobranches des étages bathyal et abyssal

par Philippe Bouchet *

Abstract. — A scanning Electron Microscope study of Prosobranch Gastropods protoconchs evidences that planktotrophic type of development still exists in some abyssal species. This larval ecology is compared to the development of other deep-sea bottom-dwelling Invertebrates. It is suggested that genetic exchanges could occur through such planktonic stages between populations of deep basins separated by ridges, e.g. North American and West European Basins across the mid-Atlantic ridge.

Résumé. — L'étude au microscope électronique à balayage des protoconques de Gastéropodes Prosobranches montre que des espèces à développement larvaire de type planctotrophe existent jusque dans l'étage abyssal. Ce mode de dispersion larvaire est comparé à ce qui est connu pour les autres groupes d'Invertébrés benthiques aux grandes profondeurs océaniques. Il est suggéré que des échanges de matériel génétique peuvent avoir lieu par le biais de telles larves planctoniques entre des bassins séparés les uns des autres par des rides : bassins Nord Américain et Ouest Européen, de part et d'autre de la ride médio-océanique, notamment.

Introduction

Les campagnes Biogas et Biaçores du N.O. « Jean Charcot », ainsi que les campagnes du N.O. « Thalassa » ont récolté de grandes quantités de Mollusques des étages bathyal et abyssal dans le golfe de Gascogne et aux Açores. Les engins utilisés (drague Sanders) ainsi que le tri minutieux qui a suivi au Centre de Tri d'Océanographie biologique (CENTOB) m'ont permis de rassembler des exemplaires juvéniles d'une grande partie des espèces, et même quelquefois des pontes. On sait que l'étude des protoconques larvaires des Gastéropodes et des Lamellibranches permet de tirer des conclusions très intéressantes sur le mode de développement larvaire et de faire le lien entre plancton et benthos. C'est sous cet angle de la vie larvaire que j'ai entrepris l'étude de l'abondant matériel mis à ma disposition. Les résultats présentés ici sont très fragmentaires, mais remettent déjà en cause le dogme hérité des grandes campagnes du siècle dernier concernant le mode de développement larvaire aux grandes profondeurs.

Nous avons utilisé la nomenclature d'Ockelmann (1965) et non celle de Shuto (1974) ; c'est-à-dire que nous appelons :

* *Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 - Paris.*

— développement planctotrophe : un développement mettant en jeu une larve à longue vie pélagique (jusqu'à plusieurs mois) pendant laquelle la larve se nourrit et sécrète de la coquille ;

— développement lécitotrophe : un développement mettant en jeu une larve à vie pélagique très courte (quelques heures) pendant laquelle la larve ne se nourrit pas ; il n'y a pas de croissance de la coquille ;

— développement direct : l'éclosion a lieu après la métamorphose ; il n'y a aucune phase pélagique.

Chez une espèce à développement planctotrophe, trois coquilles sont successivement fabriquées par l'animal : protoconque I, ou coquille embryonnaire, sécrétée dans la capsule ovigère avant l'éclosion ; protoconque II, ou coquille larvaire, sécrétée pendant la vie pélagique jusqu'à la métamorphose de la véligère ; et téloconque ou coquille adulte, sécrétée par l'animal benthique, après la métamorphose.

Ce sont des protoconques d'espèces à développement planctotrophe que nous étudierons dans ce travail.

Techniques

Nous avons réalisé aussi souvent que possible des séries d'individus, partant des juvéniles jusqu'aux adultes. Il est alors possible de déterminer avec certitude les très jeunes animaux en se servant des adultes. Les juvéniles sélectionnés sont nettoyés aux ultrasons puis observés après métallisation sur le microscope à balayage Cameca du laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés. Je remercie Mme Guillaumin pour l'aide qu'elle m'a continuellement apportée dans cette phase du travail.

Observations

Iphitus tuberatus Jeffreys (pl. I)

Les individus examinés ont été récoltés à la station Thalassa Z 435 (48°40N, 09°53W) à une profondeur de 1 050 m. Cette espèce (coquilles ou individus) vit dans l'Atlantique Nord-Est, entre 650 et 1 300 m (Jeffreys, 1883 ; Dautzenberg, 1927).

Les grands adultes mesurent 3,0 mm. La protoconque, brune, mesure 410-420 μ dans sa plus grande hauteur ; elle est constamment inclinée de 15° environ par rapport à l'axe columellaire de l'adulte. La partie embryonnaire a un diamètre de 160-170 μ ; sa surface est granuleuse, comme criblée de petits cratères. La partie larvaire a 2 1/2 tours de spire ; elle est ornée de fortes côtes verticales et de fines lignes spirales. A la métamorphose, la sculpture change totalement et la coquille adulte est ornée de cordons granuleux décurrents.

Anachis haliaeeti (Jeffreys) (pl. II)

Nos prélèvements renferment de très nombreux individus récoltés dans tout l'Atlantique Nord-Est entre 610 et 2 100 m. Malgré une certaine confusion avec *A. costulata* (Can-

traine), la littérature mentionne cette espèce dans l'étage bathyal de tout l'Atlantique Nord (Verrill, Jeffreys, Locard, Dautzenberg). Comme pour l'espèce précédente, les individus examinés proviennent de la station Thalassa Z 435, par 1 050 m.

Les grands adultes mesurent 8,0 mm et les plus petits animaux récoltés atteignent 1,2 mm : il s'agit d'individus dont la coquille montre la protoconque parfaitement conservée et le début de la téloconque. La partie embryonnaire a un diamètre de 240 µ environ ; elle est ornée d'une quinzaine de cordons spiraux régulièrement « épineux ». La partie larvaire a 2 1/2 tours de spire, atteint 800 µ de diamètre et près d'un millimètre de longueur. En partant de la suture, on rencontre quatre zones de sculpture : une série de 3 à 5 lignes spirales sinueuses, en zigzags irréguliers ; une zone de lignes verticales ; une deuxième zone de bandes spirales zigzagant entre deux lignes régulières ; enfin, à la base de la protoconque larvaire, sous la deuxième ligne, une troisième zone de lignes brisées très irrégulières.

La métamorphose est matérialisée sous forme d'une ligne courbe montrant deux sinus, sous la suture et à la base de la coquille larvaire : la véligère doit donc être du type *Sinusigera*. La téloconque est ornée de forts cordons verticaux.

Dautzenberg (1889) décrit la protoconque de cette espèce sous le nom *Bela grimaldii* Dautz.

Benthonella tenella (Jeffreys) (pl. III et IV E-F)

Espèce très abondante dans notre matériel puisqu'on rencontre jusqu'à 5 000 individus par prélèvement, elle illustre bien la difficulté d'interpréter la littérature ancienne pour l'établissement des répartitions. En effet, les auteurs ne mentionnent jamais s'ils ont étudié des individus récoltés vivants ou des coquilles. Ainsi, l'espèce a été signalée par Monterosato (1890) à Palerme par 210 m ; mais Di Geronimo (1974), après étude de la collection Monterosato, signale qu'il ne s'agissait que de fragments de coquilles, appartenant vraisemblablement à une association fossile ; de tels gisements fossiles sous-marins sont bien connus ailleurs en Méditerranée ou sur les côtes d'Afrique occidentale. En fait, bien que quelques individus aient été signalés entre 800 et 2 000 m, l'espèce est commune en Méditerranée surtout entre 2 000 et 4 200 m. Dans l'Atlantique Nord, on la connaît jusqu'à 3 600 m ; dans le très abondant matériel du golfe de Gascogne, elle n'existe que dans les prélèvements effectués au-dessous de 1 800 m.

Le matériel examiné vient de la station 6 de Biogas (44°10N, 4°18W) par 1 950-2 100 m et de la station 126 de Biaçores (39°19N, 33°47W) par 3 360 m.

Les grands adultes mesurent 3,6 mm et les plus petits animaux récoltés atteignent à peine 0,7 mm. La protoconque, brune, tranche fortement sur le reste de la coquille, blanchâtre. La partie embryonnaire a un diamètre de 110 à 115 µ ; elle est ornée de 3 lignes spirales et de petits points en relief dans sa partie la plus jeune. La partie larvaire a 1,75 à 2 tours de spire et atteint un diamètre de 630 µ ; elle porte deux carènes, qui peuvent parfois se dédoubler dans la partie la plus âgée. Les plus jeunes individus récoltés correspondent à des animaux juste métamorphosés, ayant à peine commencé la fabrication de leur coquille adulte. La téloconque est lisse ou ornée de quelques côtes verticales.

La coquille larvaire avait déjà été figurée par Di Geronimo (1974) sous le nom *Cithna tenella*.

Alvania cimicoides (Forbes) (pl. IV A-D)

Il s'agit d'une espèce assez eurybathe puisqu'on la rencontre sur le plateau continental dans le circalittoral du large et dans l'étage bathyal jusque vers 1 700 m (coquilles ou individus ?). Les animaux examinés proviennent de la station Thalassa Z 435 (cf. *supra*)par 1 050 m de profondeur. Cette espèce est présente dans d'autres stations du talus, à des profondeurs comparables.

Les plus grands individus mesurent 3,2 mm et les plus jeunes atteignent 1,2 mm ; leur protoconque brune contraste avec la téloconque blanc-jaune sale.

La partie embryonnaire mesure 120-130 μ de diamètre ; elle est richement ornée de lignes spirales et points en relief. La partie larvaire est formée de 2,25 à 2,5 tours de spire : elle atteint 450 μ de hauteur et un diamètre de 430 μ. Sa surface porte de nombreux points cruciformes qui lui donnent un aspect finement réticulé. Après la métamorphose, la sculpture de la téloconque change totalement : les cordons spiraux et côtes verticales, d'égale importance, y délimitent une cancellation assez grossière.

Epitonium semidisjunctum (Jeffreys) (pl. V A-C)

Les Epitoniidae sont bien différenciés en grande profondeur mais toutes les espèces semblent plutôt rares. Le matériel étudié ici — coquilles vides seulement — vient de la station 17 de la campagne 1870 du « Porcupine » (39°42N, 9°43W) par 1 970 m. *Epitonium semidisjunctum* est connu dans l'Atlantique Nord-Est d'un petit nombre de localités entre 1 250 et 1 970 m. La mention par Locard de cette espèce aux Açores par 4 060 m est très douteuse.

Les plus grandes coquilles observées ont 8,5 mm et les plus petites 2,5 mm. Les tours de spire de la protoconque sont jointifs et contrastent fortement avec l'allure déroulée des tours de téloconque. La protoconque, de 510-530 μ de haut, a 3 tours de spire ; on n'en distingue pas bien la partie embryonnaire par suite de l'usure de l'apex. La partie larvaire est ornée de plis verticaux très délicats et d'un double sillon sous la suture. Après la métamorphose, les tours disjoints de la téloconque portent les fortes lamelles foliacées caractéristiques des Epitoniidae.

Epitonium formosissimum (Jeffreys) (pl. V D-F et VI A)

Comme pour l'espèce précédente, le matériel étudié — des coquilles vides seulement — vient de la station 17 de la campagne 1870 de « Porcupine » par 1 970 m (coll. Sykes). L'espèce a été signalée dans l'Atlantique Nord-Est entre 1 165 et 1 970 m, en partie sous le nom *Scala folini* Dautz. & de Boury.

Les plus grandes coquilles ont 9,0 mm et les plus petites 3,8 mm. La protoconque y est parfaitement conservée et contraste par sa couleur brune avec celle, blanc sale, de la téloconque. Elle a 3,5 tours de spire et atteint une hauteur de 730 μ environ. La partie embryonnaire apparaît lisse ou, dans les parties les moins usées, comme criblée de petits

cratères ; son diamètre est de 145-155 μ. La partie larvaire est ornée de fortes côtes verticales et de lignes spirales plus fines ; après la métamorphose, la téloconque porte des lamelles verticales de plus en plus anguleuses à mesure que l'animal grandit et des cordons spiraux plus fins.

Richter et Thorson (1975) figurent les coquilles larvaires de deux Epitoniidae de la baie de Naples.

Turridae

La systématique des Turridae, surtout des espèces profondes, est dans une situation tellement chaotique que nous n'avons pas cherché à nommer précisément les espèces étudiées.

Il nous paraît suffisant de mentionner l'existence de Turridae à larves planctoniques dans les étages bathyal et abyssal. Il serait souhaitable qu'une description précise de chaque protoconque soit entreprise dans une étude systématique des Turridae profonds.

Turridae sp. A (pl. VI F et VII A-D)

Nous avons rencontré très souvent cette espèce dans le nord du golfe de Gascogne. Les plus grands individus mesurent 4,4 mm et les plus petits 1,6 mm. Les animaux examinés viennent des stations 1 (47°32N, 8°40 W)et 2 (47°30N, 9°10W) de Biogas à des profondeurs de 2 100-2 200 et 2 900-3 050 m respectivement.

Contrairement aux autres protoconques que nous avons étudiées jusqu'ici, la limite entre coquille embryonnaire et coquille larvaire n'apparaît pas franchement marquée par une ligne. Cette remarque vaut d'ailleurs pour presque tous les Turridae que nous avons observés : on remarque tout au plus un changement d'ornementation et de courbure qui peuvent traduire le moment de l'éclosion.

La protoconque, brune, a 4 tours de spire : sa hauteur atteint 1 000 μ et son diamètre 820 μ. La partie embryonnaire est ornée d'une réticulation formée de lignes spirales coupées de petites côtes transversales. La partie larvaire a une ornementation constituée de deux zones : sous la suture, une zone de côtes transversales, courbes ; au-dessous, un réseau à mailles très régulières. Cette ornementation est très fréquente chez les larves planctoniques de Turridae (Thiriot-Quiévreux, 1972 ; Rodriguez Babio et Thiriot-Quiévreux, 1974 ; Richter et Thorson, 1975).

Après la métamorphose, la téloconque montre tout de suite les côtes flexueuses de l'adulte, avec le sillon pleurotomien caractéristique.

Turridae sp. B (pl. VIII)

Nous avons trouvé assez fréquemment cette espèce à la station 1 de Biogas (cf. *supra*) vers 2 100-2 200 m. Les plus grands animaux mesurent 12 mm et les plus petits 7 mm ; cependant leur protoconque, brune, est parfaitement conservée et tranche avec la téloconque d'un blanc sale.

La protoconque a 3 tours de spire ; sa hauteur atteint 825 μ et son diamètre peut dépasser 850 μ. La partie embryonnaire est ornée d'une dizaine de cordons spiraux ; la

partie larvaire porte de nombreuses côtes régulièrement arquées, jointes par une multitude de stries transversales.

A la métamorphose, la téloconque devient finement granuleuse et le sillon pleurotomien caractéristique est développé.

Turridae sp. C (pl. VI C-D)

Bien qu'elle ait une protoconque endommagée, je pense utile de décrire cette espèce car elle ne ressemble à aucune de celles que j'ai pu observer par ailleurs ni à aucune de celles décrites dans la littérature.

Elle a été récoltée à la station Biaçores 126 (39°10N, 33°47W) par 3 360 m.

La partie embryonnaire et le début de la partie larvaire manquent. On peut cependant estime la hauteur totale de la protoconque, brune, à 1 000 μ ; son diamètre atteint aussi le millimètre. Elle devait comporter au moins 3 tours de spire ; chaque tour est orné dans son tiers inférieur d'une forte carène, qui est comme soutenue par une série de piliers verticaux appuyés sur la suture.

La téloconque, blanche, est lisse et pellucide ; elle mesure 5 mm. Une autre espèce des Açores, de la station 36 (38°11N, 29°39W) par 2 670 m a une protoconque semblable, mais de taille plus petite.

Turridae sp. D (pl. VI B, E et VII E-F)

Cette espèce est très commune à la station 1 de Biogas, vers 2 100-2 200 m, d'où proviennent les animaux que nous avons étudiés. La taille moyenne des individus est de 4 à 5 mm mais il semble qu'un grand adulte de 20 mm de la station Biaçores 251 (47°38N, 8°56W) par 3 360-3 600 m appartienne à la même espèce.

Là encore, la protoconque brune contraste avec la téloconque, blanchâtre. Elle atteint une hauteur et un diamètre de 800 μ pour 2,75 tours de spire. La partie embryonnaire est régulièrement réticulée ; la partie larvaire porte des côtes flexueuses, régulières, assez serrées.

Aussitôt après la métamorphose on observe le sillon pleurotomien et la double sculpture de côtes verticales et cordons spiraux de la téloconque.

Discussion

La « théorie » apicale énoncée par Thorson (1950) n'est maintenant plus une théorie ; de nombreux travaux publiés depuis sont venus l'étayer et la compléter : Robertson (1971), Thiriot-Quiévreux (1972), Rodriguez Babio et Thiriot-Quiévreux (1974, 1975*a*, *b*), Shuto (1974), Richter et Thorson (1975), Jung (1975), Bandel (1975).

Il n'est possible d'interpréter les protoconques des espèces bathyales et abyssales étudiées dans cet article que d'une façon : ce sont des espèces à larves planctotrophes. On peut même dire que la phase planctonique de ces larves doit être de longue durée puisque la protoconque II (partie larvaire) a au moins deux tours de spire et même parfois jusqu'à quatre !

Thorson croyait pouvoir affirmer en 1950 que la plupart des Invertébrés benthiques

profonds devaient avoir un développement direct, sans phase pélagique. Si, depuis cette date, rien n'est connu sur la reproduction des Gastéropodes profonds, ce qu'on connaît des Bivalves autorise à affirmer que la majorité des espèces a un développement direct ou lécitotrophe. Deux seulement ont des coquilles larvaires de type planctotrophe : *Dacrydium panamensis* et *Abra profundorum* (Knudsen, 1970). Ockelmann (1965) a montré que les Bivalves tendent à acquérir un développement lécitotrophe avec l'augmentation de la profondeur ; les conclusions de Scheltema (1972*a*) et d'Allen et Sanders (1973) basées sur l'étude des Protobranches vont dans le même sens.

Si l'on sait par ailleurs que les Isopodes ont un développement direct, l'évidence apportée par les protoconques de Gastéropodes est très surprenante. Chez les Turridae, en particulier, nos prélèvements contiennent de très nombreuses espèces à protoconque de type planctotrophe ; on pourrait dire la même chose des Epitoniidae, cependant moins diversifiés. Tout semble se passer, dans ces deux familles, comme si le mode de développement par larves planctotrophes était quelques chose de fixé et que la profondeur à laquelle vivent les espèces ne change rien à ce caractère. Dans les autres familles, le caractère « larves planctotrophes » est assez dispersé, qu'il s'agisse de genres du plateau, de la pente, ou de la plaine abyssale. Il semble que les représentants profonds de ces autres familles suivent là encore tout simplement la tendance de leur groupe : développement direct ou lécitotrophe pour les Trochacea ; développement direct, lécitotrophe ou planctotrophe pour les Rissoidae, Eulimidae, Pyramidellidae et les Cephalaspidea ; développement direct pour les Buccinacea et les Muricidae.

Lemche (1948) avait déjà constaté chez *Diaphana minuta* de 1 000-1 300 m au large des îles Féroés la présence d'une protoconque larvaire de type planctotrophe. Il avait alors interprété le fait de la façon suivante : seules les populations littorales de *Diaphana* se reproduisent ; certaines des larves planctoniques issues des pontes dérivent au large ; au moment de la métamorphose, la larve, ne trouvant pas de substrat, continue sa croissance jusqu'à ce qu'elle rencontre le fond ; les individus issus de ces larves atteindraient le stade adulte mais seraient incapables de se reproduire. Cette conclusion de Lemche avait été acceptée par Thorson dès 1946.

Lorsque ces auteurs ont discuté cet exemple, c'était le seul connu d'une espèce profonde à larve planctotrophe et leur explication pouvait peut-être se concevoir. Cependant, rien ne permet actuellement de vérifier cette hypothèse.

J'ai volontairement introduit ici le cas d'*Alvania cimicoides*, une espèce peu profonde, un peu eurybathe, car il recouvre assez bien celui de *Diaphana minuta*. Les espèces dont la protoconque est étudiée dans cet article montrent à l'évidence qu'il existe des espèces uniquement bathyales profondes ou abyssales à développement planctotrophe. Je pense donc que les *Diaphana* bathyales étudiées par Lemche ou les populations bathyales d'*Alvania cimicoides* se reproduisent tout aussi bien que les populations du plateau continental. Il n'y a somme toute qu'une différence quantitative dans l'habitat de ces populations et ce qui pouvait paraître un cas exceptionnel en 1946 semble maintenant au contraire être un cas banal.

Jusqu'à quelle profondeur s'étend cette possibilité pour une espèce de se reproduire par larves planctotrophes ?

Dans le matériel que nous venons de décrire, les individus les plus profonds présentant ce caractère viennent de 3 600 m. Cependant, une espèce comme *Benthonella tenella*

a été signalée vivante jusqu'à 4 210 m. Mais il est possible d'utiliser la littérature, particulièrement en ce qui concerne les Turridae : en effet, les taxonomistes ont très souvent décrit la protoconque de leurs espèces pour en tirer des caractères spécifiques, malheureusement sans avoir fait le lien avec la théorie apicale de Thorson. Le Turridé le plus profond actuellement connu est *Pleurotomella vayssierei* Dautzenberg, récolté aux Açores par 5 420 m. La description et l'illustration semblent indiquer un développement direct. Par contre, en 1959 — donc 9 ans après l'énoncé de la théorie apicale — Clarke décrit *Pleurotomella lyronuclea* par 5 120 m au large des Bermudes : sa description et l'illustration qui l'accompagne montrent sans doute possible une espèce à protoconque de type planctotrophe. Les photographies au microscope électronique à balayage données par Fechter (1976) l'illustrent d'ailleurs fort bien sur des individus du golfe ibéro-marocain, par 5 200-5 300 m. Lorsqu'on sait qu'une protoconque brune, avec 3 ou 4 tours de spire, signifie pour les Turridae un développement à larves planctotrophes, on se rend compte que la littérature fourmille en fait d'exemples de ce type !

L'affirmation de Thorson était clairvoyante pour les Isopodes et en grande partie pour les Bivalves ; au contraire il semble bien que les Gastéropodes échappent de façon notable à cette tendance. Ainsi le fait qu'un groupe d'invertébrés benthiques — les Gastéropodes Prosobranches — ait en grande partie un développement direct dans les eaux polaires littorales (Thorson, 1935, 1940) n'implique pas forcément une biologie larvaire similaire pour les représentants abyssaux de ce groupe : cette conclusion, qui vaut pour les Gastéropodes, est peut-être vraie pour d'autres groupes d'Invertébrés marins.

La conséquence immédiate qui vient à l'esprit concerne évidemment l'endémisme ou le cosmopolitisme de telle ou telle espèce. Il n'est somme toute pas très étonnant que des espèces comme *Anachis haliaeeti* ou *Benthonella tenella*, répandues dans tout l'Atlantique Nord, puissent se disperser par voie pélagique. De tels transports de larves d'un côté à l'autre de l'Atlantique sont maintenant bien établis pour diverses espèces du plateau continental (Scheltema, 1966, 1971, 1972*b*). Pour les bassins profonds de part et d'autre de la ride médio-océanique, il peut donc y avoir des échanges de matériel génétique par deux moyens :

— entre les populations benthiques par le biais de cassures comme la fracture Gibbs ;
— au niveau larvaire, par transport de larves planctoniques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allen, J., et H. L. Sanders, 1973. — Studies on deep-sea Protobranchia (Bivalvia) : the families Siliculidae and Lametilidae. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **145** (6) : 263-310.

Bandel, K., 1975. — Das Embryonalgehäuse Mariner Prosobranchier der Region von Banyuls-sur-mer. I.-Teil. *Vie Milieu*, **25** (1A) : 83-118.

Clarke, A. H., 1959. — New abyssal Molluscs from off Bermuda collected by the Lamont Geological Observatory. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **33** (5) : 231-238.

Dautzenberg, P., 1889. — Contribution à la faune malacologique des îles Açores. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I*, **1** : 1-112, pl. 1-4.

Di Geronimo, I., 1974. — Molluschi bentonici in sedimenti recenti batiali e abissali dello Jonio. *Conchiglie*, **10** (7-8) : 133-172.

FECHTER, R., 1976. — *Pleurotomella (Theta) bathyiberica* sp. nov. und Neufunde von *Pleurotomella (Theta) lyronuclea* Clarke, 1959 aus dem Iberischen Tiefseebecken. « *Meteor* » *Forsch.-Ergebnisse*, D, **22** : 70-76.

JUNG, P., 1975. — Quaternary larval Gastropods from Leg 15, Site 147, Deep Sea Drilling Project. Preliminary Report. *Veliger*, **18** (2) : 109-126.

KNUDSEN, J., 1970. — The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. *Galathea Rep.*, **11** : 1-241, pl. 1-20.

LEMCHE, H., 1948. — Northern and arctic Tectibranch Gastropods. *Det Kong. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Skr.*, **5** (3) : 1-136.

OCKELMANN, K., 1965. — Developmental types in marine Bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. *Proc. First Europ. Malac. Congr. (1962)* : 25-35.

RICHTER, G., et G. THORSON, 1975. — Pelagische Prosobranchier-Larven des Golfes von Neapel. *Ophelia*, **13** : 109-185.

ROBERTSON, R., 1971. — Scanning electron microscopy of planktonic larval marine Gastropods shells. *Veliger*, **14** (1) : 1-12, pl. 1-9.

RODRIGUEZ BABIO, C., et C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1974. — Gastéropodes de la région de Roscoff. Étude particulière de la protoconque. *Cah. Biol. mar.*, **15** : 531-549.

RODRIGUEZ BABIO, C., et C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1975*a*. — Pyramidellidae, Philinidae et Retusidae de la région de Roscoff. Étude particulière des protoconques de quelques espèces. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 83-96.

RODRIGUEZ BABIO, C., et C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1975*b*. — Trochidae, Skeneidae et Skeneopsidae de la région de Roscoff. Observations au microscope électronique à balayage. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 521-530.

SCHELTEMA, R. S., 1966. — Evidence for trans-Atlantic transport of Gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. *Deep Sea Res.*, **13** : 83-95.

— 1971. — Dispersal of phytoplanktotrophic shipworm larvae over long distances by ocean currents. *Mar. Biol.*, **11** (1) : 5-11.

— 1972*a*. — Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea Invertebrates : a speculative summary. *In* : Brauer, Éd. : Barobiology and experimental biology of the deep sea : 58-68. North Carolina Sea Grant Program, Chapel Hill.

— 1972*b*. — Eastward and westward dispersal across the tropical Atlantic ocean of larvae belonging to the genus *Bursa*. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **57** (6) : 863-873.

SHUTO, T., 1974. — Larval ecology of Prosobranch Gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, **7** (3) : 239-256.

THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1972. — Microstructures de coquilles larvaires de Prosobranches au microscope électronique à balayage. *Archs Zool. exp. gén.*, **113** (4) : 553-564.

THIRIOT-QUIEVREUX, C., et C. RODRIGUEZ BABIO, 1975. — Étude des protoconques de quelques Prosobranches de la région de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 135-148.

THORSON, G., 1935. — Studies on the egg-capsules and development of arctic marine Prosobranchs. *Meddr. Grønland*, **100** (5) : 1-71.

— 1940. — Notes on the egg-capsules of some North-Atlantic Prosobranchs of the genus *Troschelia*, *Chrysodomus*, *Volutopsis*, *Sipho* and *Trophon*. *Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren.*, **104** : 251-266.

— 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound. *Medd. fra Komm. Danm. Fisk.-og Havund. (Plankton)*, **4** (1) : 1-523.

— 1950. — Reproductive and larval ecology of marine bottom Invertebrates. *Biol. Rev.*, **25** : 1-45.

Manuscrit déposé le 12 mai 1976.

PLANCHE I

Iphitus tuberatus : A, téloconque adulte (× 22) ; B, C, E, vues générales de la protoconque (× 150, × 150, × 120) ; D, F, partie embryonnaire de la protoconque (× 400, × 800). (*Tous les grossissements indiqués sont vrais à 10 %.*)

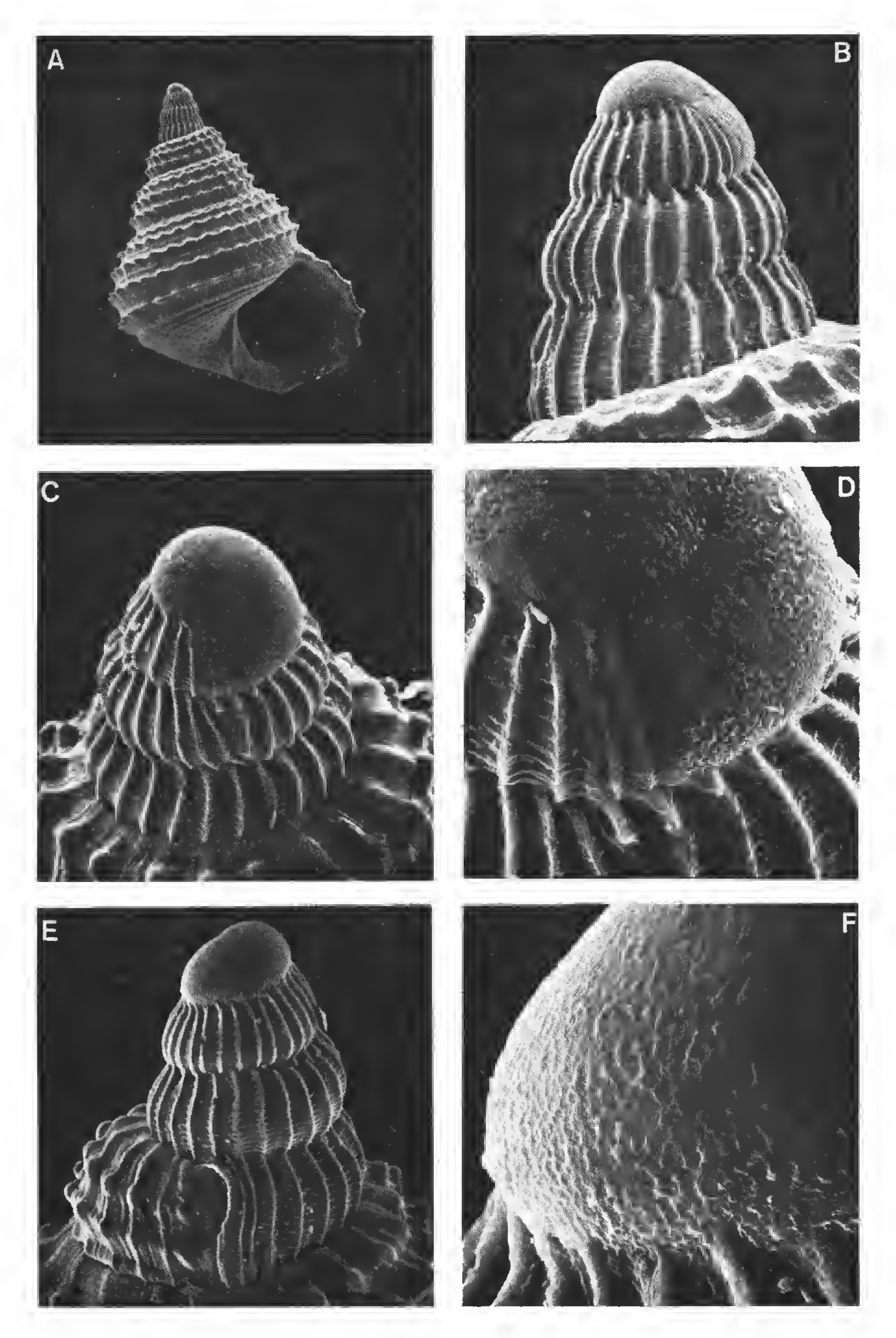


PLANCHE I

PLANCHE II

Anachis haliaeeti : A, un juvénile peu de temps après la métamorphose (× 22) ; B, vue générale de la protoconque (× 60) ; C, E, partie embryonnaire de la protoconque (× 180, × 300) ; D, F, changement de sculpture après la métamorphose (× 180, × 52).

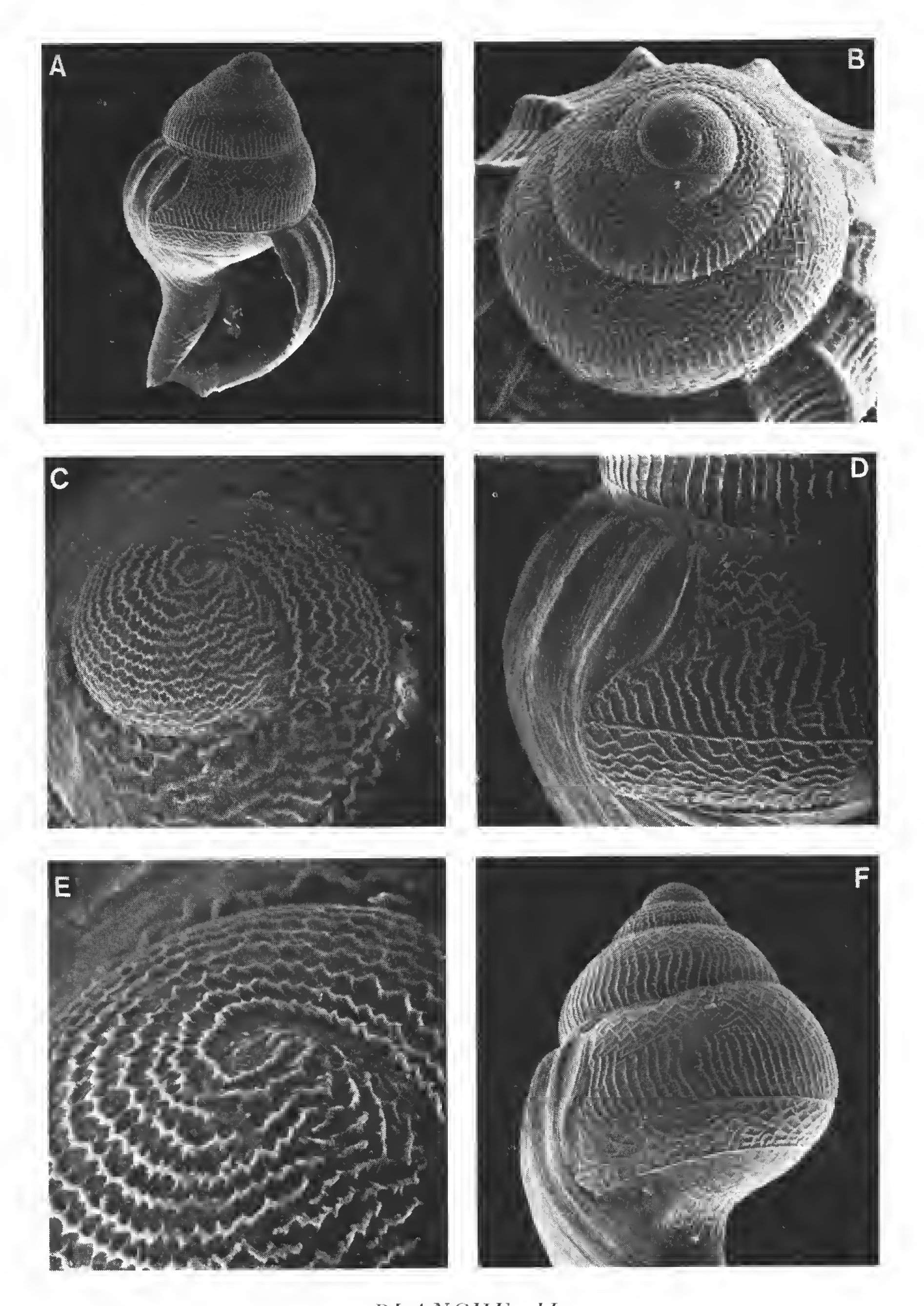


PLANCHE II

PLANCHE III

Benthonella tenella : A, B, protoconques d'animaux récoltés dans le golfe de Gascogne (× 60, × 60) ; C, un juvénile peu de temps après la métamorphose (× 70) ; D, dédoublement occasionnel de la carène supérieure de la protoconque II (× 80) ; E, F, partie embryonnaire de la protoconque (× 800, × 400).

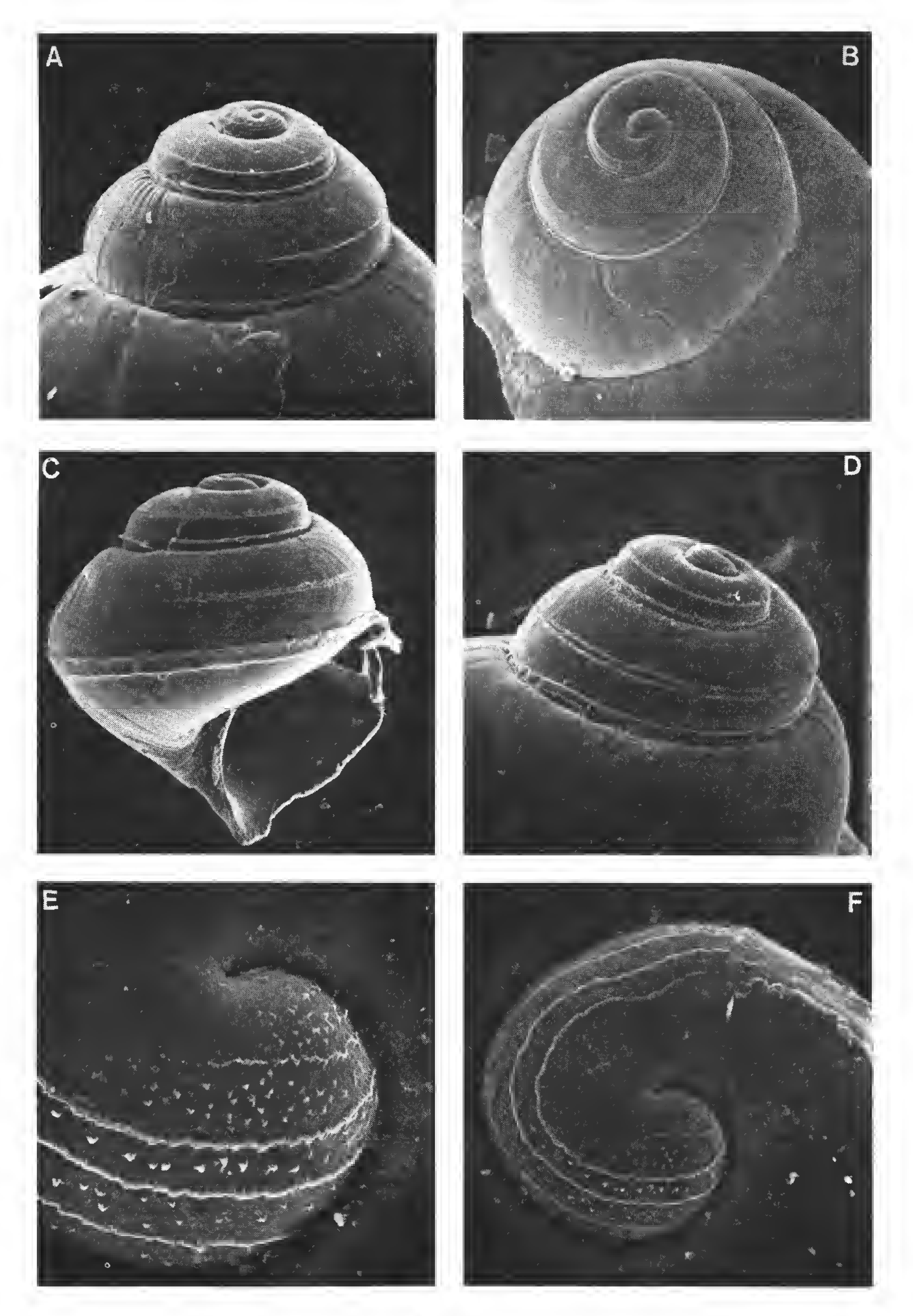


PLANCHE III

PLANCHE IV

Alvania cimicoides : A, B, C, vue générale de la protoconque (× 80, × 120, × 120) ; D, la partie embryonnaire (× 400).

Benthonella tenella : E, protoconque d'un animal des Açores (× 60) ; F, partie embryonnaire (× 300).

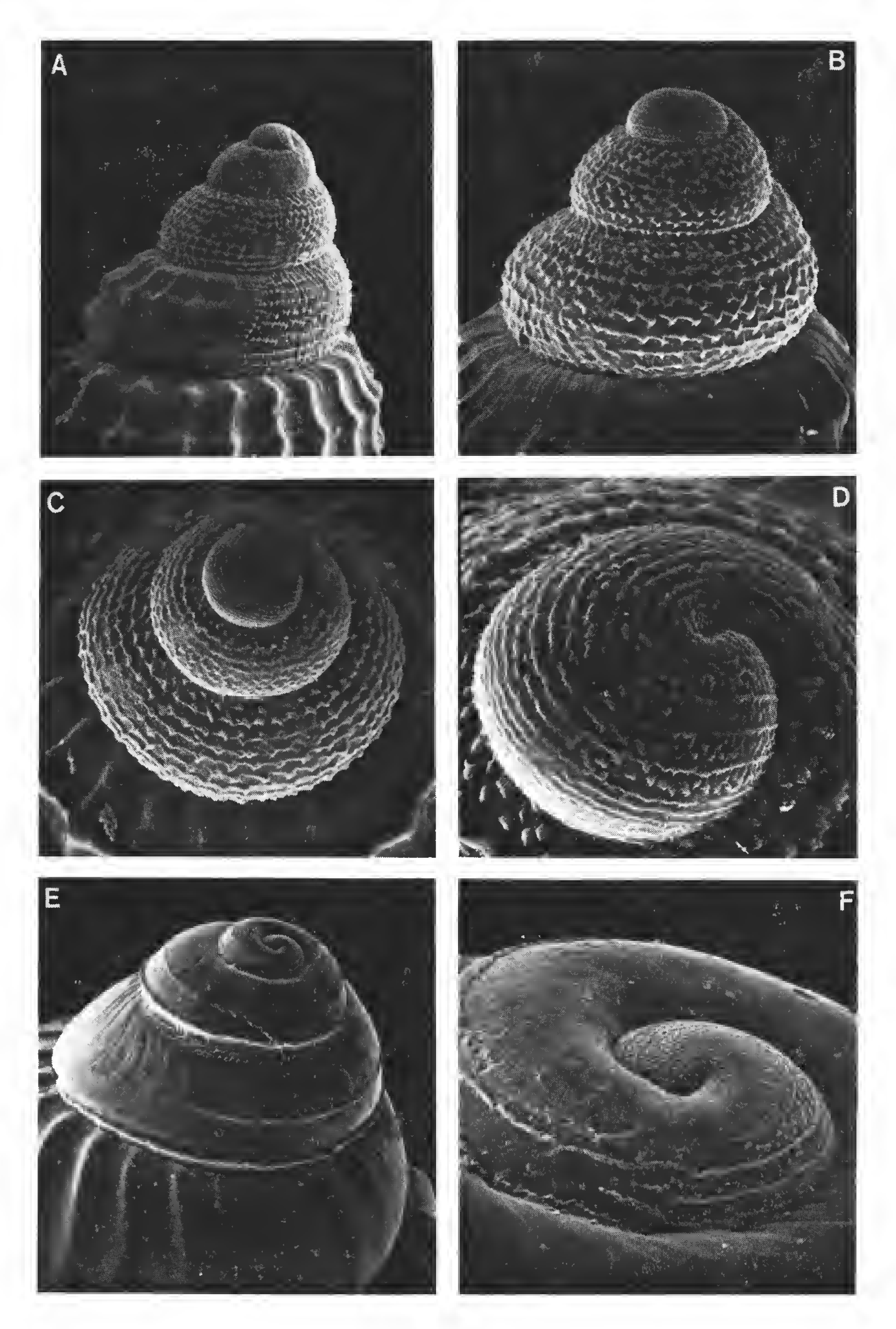


PLANCHE IV

PLANCHE V

Epitonium semidisjunctum : A, vue générale de la coquille benthique juvénile (× 18) ; B, protoconque (× 60) ; C, changement de sculpture après la métamorphose (× 125).
Epitonium formosissimum : D, vue générale de la coquille benthique juvénile (× 35) ; E, protoconque (× 60) ; F, partie embryonnaire (× 300).

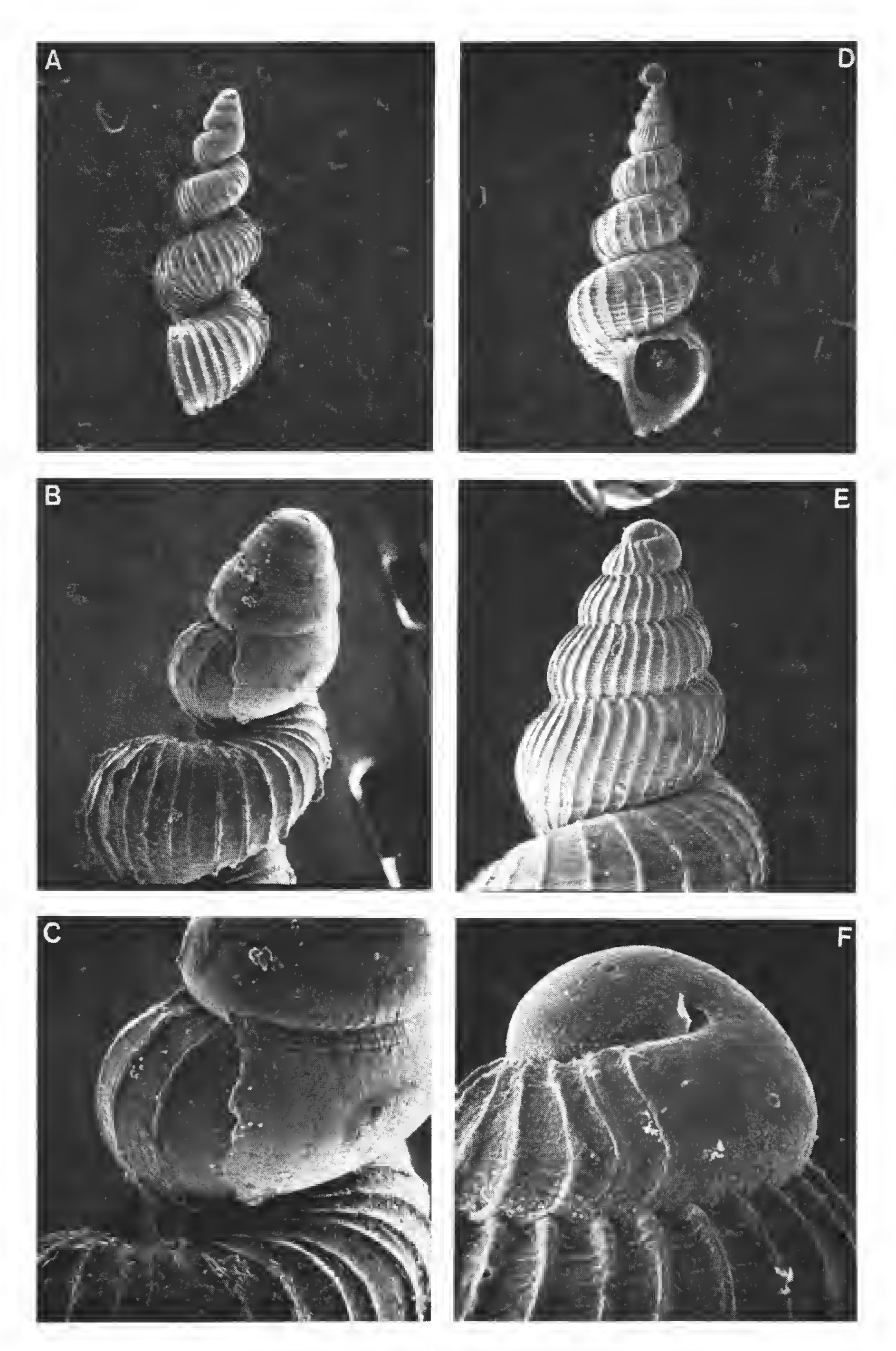


PLANCHE V

PLANCHE VI

Epitonium formosissimum : A, changement d'ornementation après la métamorphose (× 60).
Turridae sp. D : B, protoconque de profil (× 60) ; E, protoconque en vue apicale (× 60).
Turridae sp. C : C, vue générale de la protoconque (× 45) ; D, détail de la sculpture (× 160).
Turridae sp. A : F, protoconque en vue apicale (× 55).

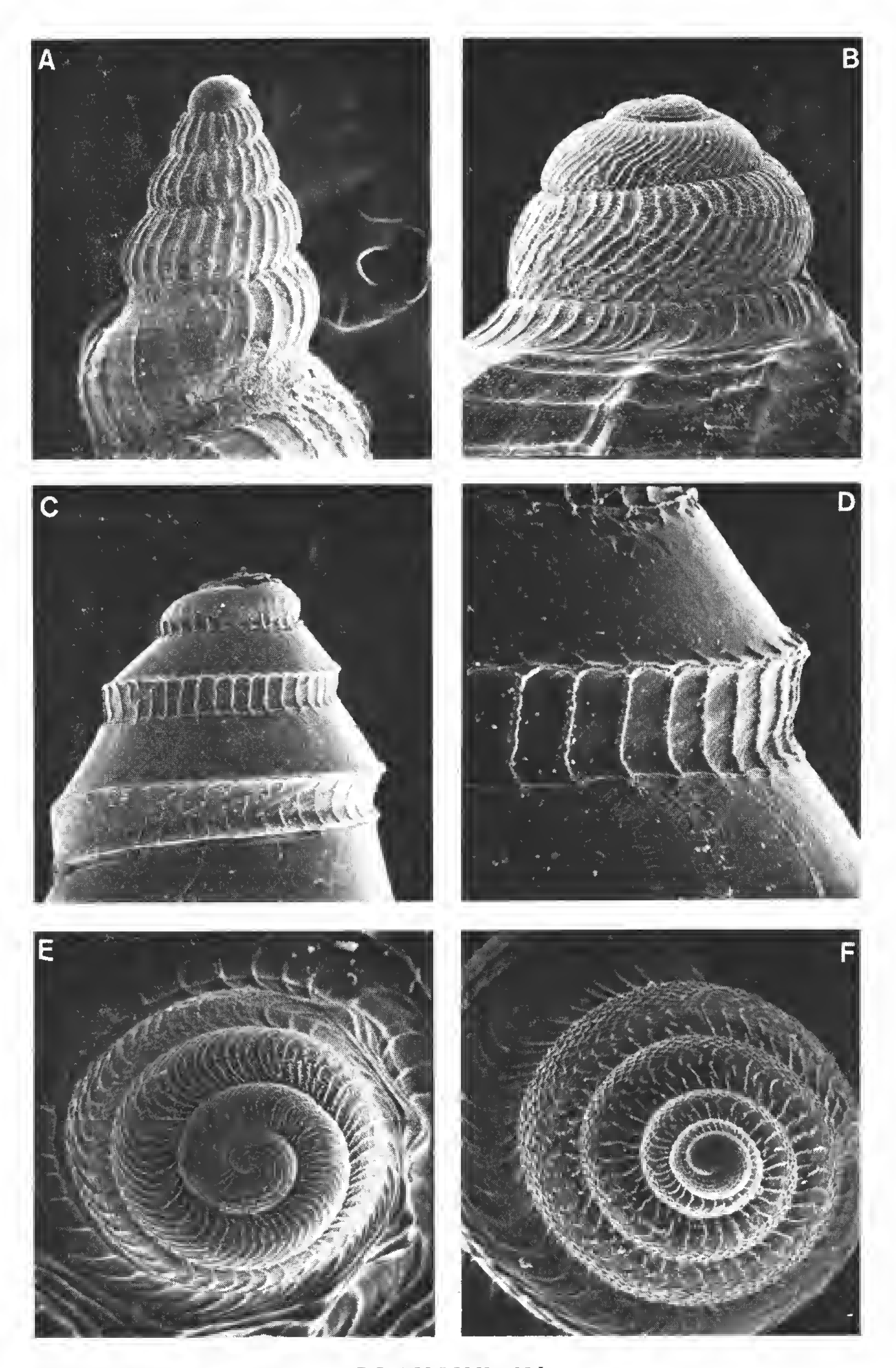


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Turridae sp. A : A, B, vue générale de la protoconque (× 40, × 40) ; C, vue apicale de la partie embryonnaire (× 210) ; D, détail de sculpture de la partie larvaire (× 150).
Turridae sp. D : E, partie embryonnaire en vue apicale (× 195) ; F, changement de sculpture après la métamorphose (× 45.)

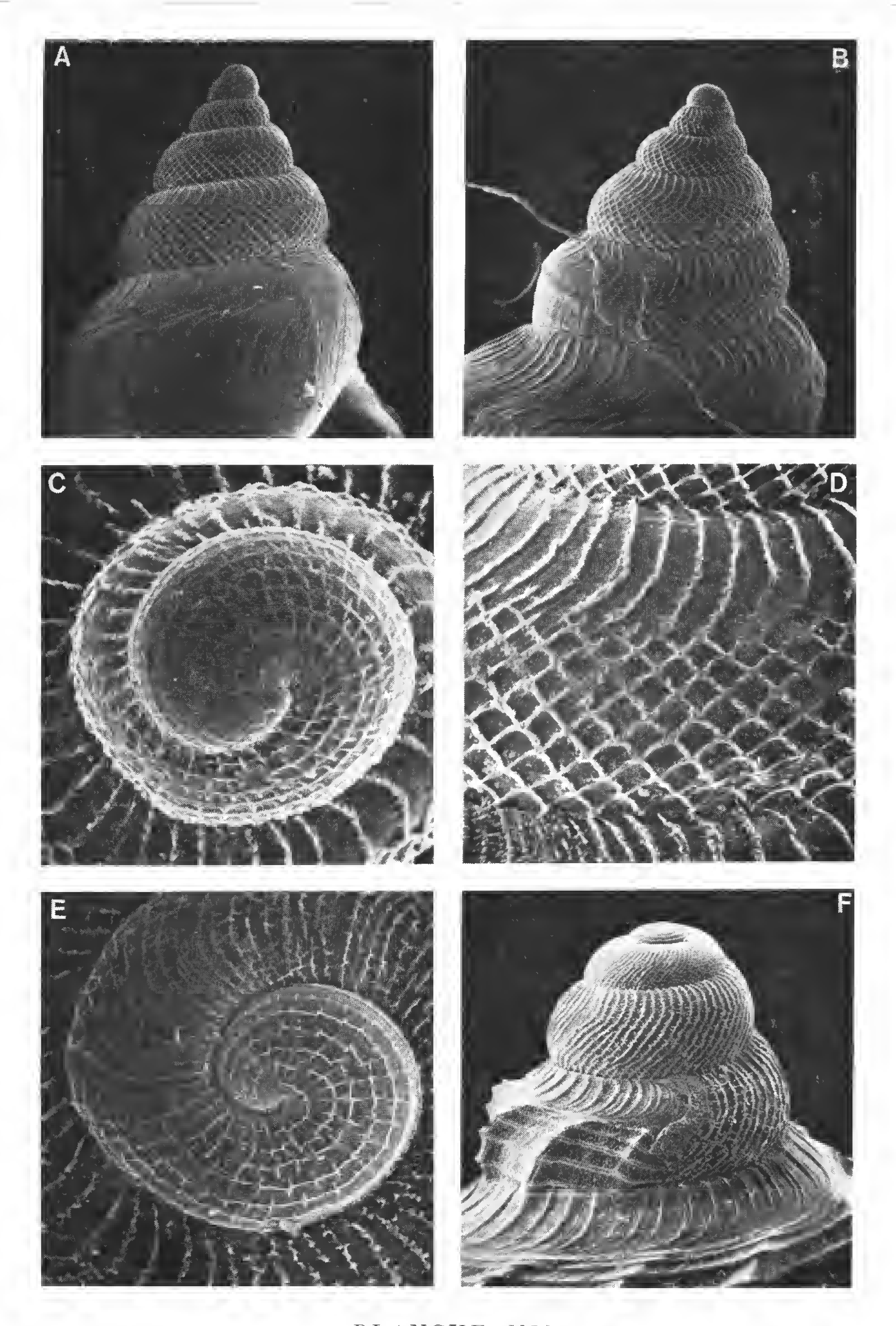


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

Turridae sp. B : A, protoconque de profil (× 55) ; B, protoconque en vue apicale (× 52) ; C, partie embryonnaire (× 150) ; D, détail de sculpture de la partie larvaire (× 115) ; E, F, changement de sculpture après la métamorphose (× 40, × 80).

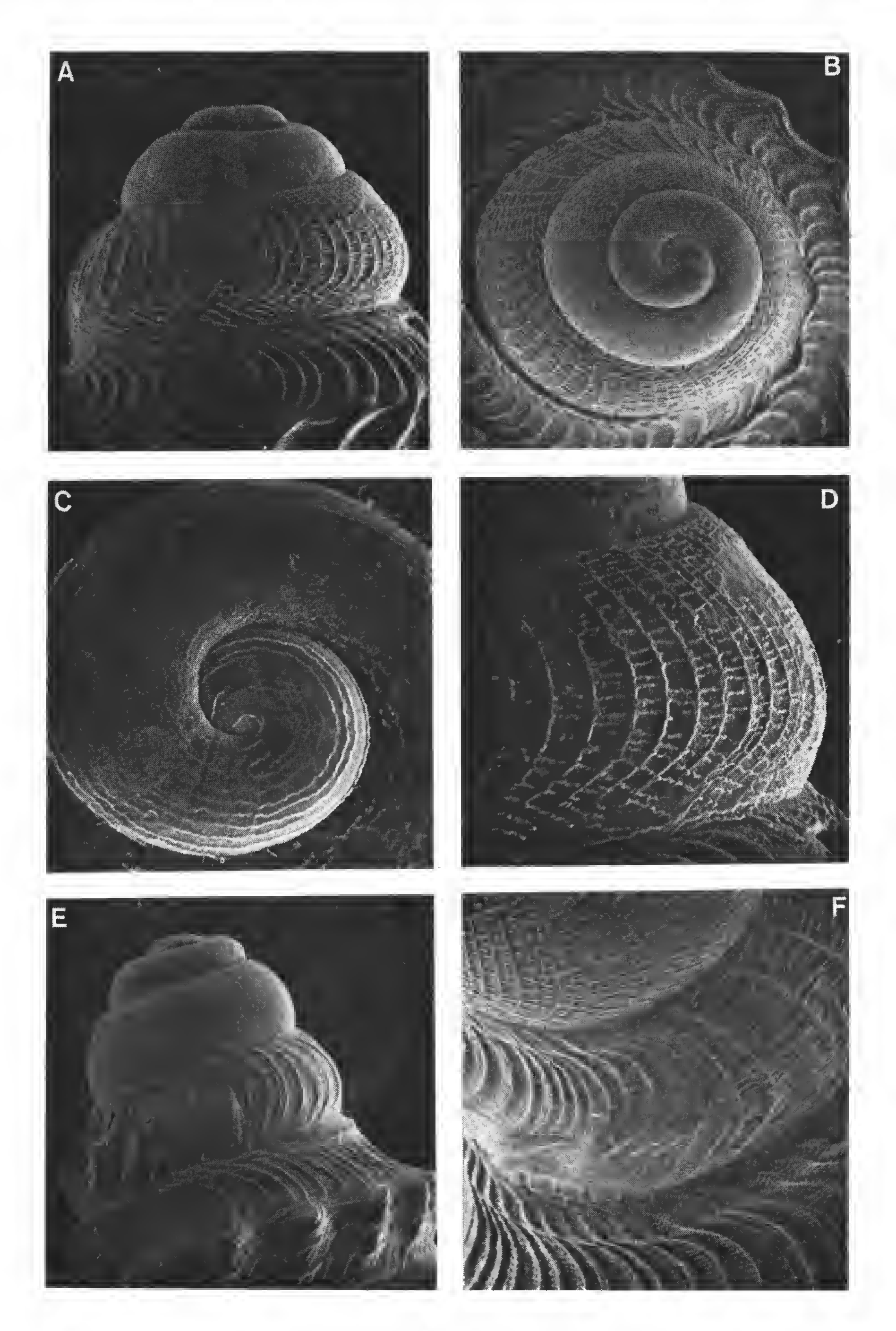


PLANCHE VIII

Achevé d'imprimer le 28 février 1977.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 400, sept.-oct. 1976,
Zoologie 277 : 947-972.

Achevé d'imprimer le 28 février 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.